

Populationsgenetische Untersuchungen zur Differenzierung des schleswig-holsteinischen Rehwildes (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758; Artiodactyla: Cervidae)

Frank E. ZACHOS, Marthe OTTO, San San HMWE & Günther B. HARTL
Kiel, Germany

Abstract. Fifty-nine roe deer specimens from four populations in Schleswig-Holstein, northern Germany, were analysed with regard to variability at eight polymorphic microsatellite loci. Two populations were island populations with known reintroduction and translocation histories and two were located on the mainland. The island populations exhibited lower variability as measured by heterozygosity, allelic diversity and allelic richness. Their demographic history is mirrored by the genetic data. Population differentiation was relatively high in terms of occurrence of private alleles (alleles exclusive to only one population) but less so in terms of the overall fixation index, which was only about 6 %, and pairwise genetic distances. Overall deviations from HARDY-WEINBERG expectations were found in all populations studied. Possible explanations include population subdivision (WAHLUND effect) and inbreeding due to small population sizes. The relationship between population viability as seen from the hunters' vs. the geneticists' viewpoint is briefly discussed in the light of the present study.

Keywords. *Capreolus capreolus*, Schleswig-Holstein, island populations, microsatellites.

1. EINLEITUNG

Das Reh (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) ist mit einem geschätzten Bestand von allein in Mitteleuropa etwa 15 Millionen Tieren (MITCHELL-JONES et al. 1999) die häufigste Huftierart des Kontinents. Nach dem beinahe völligen Zusammenbruch des schleswig-holsteinischen Bestandes in der Mitte des 19. Jh. hat das Rehwild mittlerweile ein Rekordhoch erreicht (JESSEN 1988). Entsprechend hoch ist seine Bedeutung auch für die Jagd (Strecke in Schleswig-Holstein im Jagdjahr 2002/2003 über 50.000 Tiere, Jagd und Artenschutz Jahresbericht 2003).

Die vorliegende Arbeit soll einen Eindruck der genetischen Variabilität und Differenzierung, gemessen an acht polymorphen Mikrosatellitenloci, verschiedener Rehwildpopulationen Schleswig-Holsteins vermitteln und überdies die beiden interessanten Inselpopulationen von Föhr und Fehmarn, die sich trotz Isolation und Gründereffekt (s. u.) durch hohe jagdliche Qualität auszeichnen, genetisch charakterisieren.

Der gegenwärtige Rehbestand auf Fehmarn geht auf acht 1935 eingeführte Gründertiere, drei Böcke und fünf Ricken, zurück, nachdem die bereits vor dem Ersten Weltkrieg dort ausgesetzten Rehe wieder ausgestorben waren (NIETHAMMER 1963). Die acht Tiere stammen aus einem Revier

von der dänischen Insel Seeland, das sich durch besonders vitales Rehwild (gemessen an Gewicht und Geweih) auszeichnet (ibid.), was die entsprechende Qualität des Fehmaraner Bestandes erklärt, wenn auch bemerkenswert ist, dass sich die Qualität trotz der geringen Größe der Gründerpopulation gehalten hat. Nach Auskunft der ortsansässigen Jäger gelangen keine Rehe vom Festland auf die Insel. Die Analyse dieser Population dient einerseits dazu, die genetischen Folgen der beinahe 70-jährigen Isolation zu charakterisieren, und andererseits kann sie Anhaltspunkte dafür liefern, ob die jagdliche Beurteilung eines Bestandes auf der Basis von Wildgewicht und Trophäenqualität Schlußfolgerungen auf die genetische Variabilität erlaubt oder nicht.

Die Föhrer Population geht auf ein wissenschaftliches Experiment zurück (NIETHAMMER 1963, RIECK 1956): Zur Abschätzung des relativen Einflusses von genetischer Veranlagung und Umweltbedingungen sollte ein neuer Bestand aus besonders starkem Rehwild in einem ungünstigen Habitat und einer aus besonders schwachem Rehwild in einem günstigen Habitat gegründet werden. Derjenige aus starkem Rehwild, für den die Insel Norderney ausgewählt wurde, ging bald zugrunde, so dass der Föhrer Versuch mit schwachem Rehwild blieb. Im Jahr 1939 wur-

den zwei Böcke und zwei Ricken aus einem Gebiet nordwestlich von Köln sowie ein Bock aus einem Revier westlich von Düren auf der Insel ausgesetzt, jedoch verendeten ein Bock sowie eine Rieke noch in demselben Jahr, so dass die Gründerpopulation aus nur zwei Männchen und einem Weibchen bestand (RIECK 1956). In den Jahren 1958/59 erfolgte eine „Blutaufrischung“ mit zehn dänischen Tieren (jeweils fünf Männchen und Weibchen), weil Degenerationserscheinungen vorgelegen hätten (Anonym 1990), die von RIECK (1956) allerdings nicht erwähnt werden. Gleichzeitig bemühte man sich um einen Abschuss des ursprünglichen Bestandes, was aber nicht gelang (ibid.). Zwanzig Jahre später, 1979, wurden abermals fünf dänische Rehe, zwei Böcke und drei Ricken von der Insel Fünen, auf Föhr ausgesetzt, von denen zwei je-

doch bald verendeten. Interessant ist, dass die (jagdliche) Qualität der Föhrer Rehe trotz Isolation und Inzucht über dem Landesdurchschnitt liegt und dass bereits in den Fünfziger Jahren, also bevor weiteres Rehwild auf die Insel verbracht wurde, eine deutliche Steigerung von Geweihgröße und Körpergewicht gegenüber den Ursprungsgebieten eingetreten ist (Anonym 1990, RIECK 1956).

Zum Vergleich mit diesen beiden Inselepopulationen wurden zwei durch den Nord-Ostsee-Kanal, der trotz gelegentlicher Überwindung sicherlich ein Migrationshindernis darstellt, getrennte Populationen des schleswig-holsteinischen Festlands herangezogen: eine aus Nordfriesland sowie eine aus dem Kreis Pinneberg (fortan als „Rantzau“ bezeichnet).

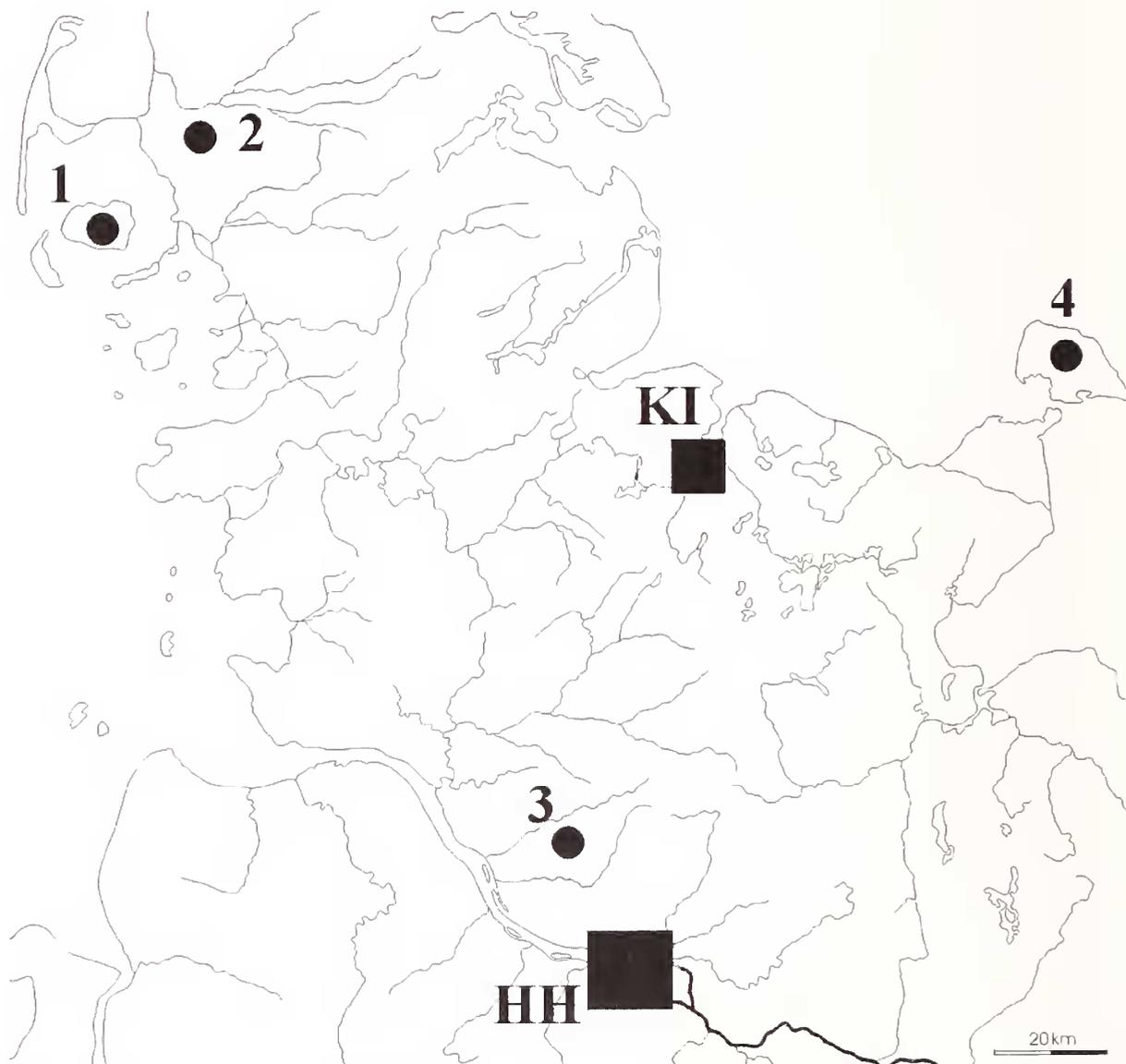


Abb. 1. Geographische Lage der Probengebiete. 1: Föhr, 2: Nordfriesland, 3: Rantzau, 4: Fehmarn. HH = Hamburg, KI = Kiel.

2. MATERIAL UND METHODEN

Es wurden insgesamt 59 Rehe aus vier Populationen untersucht (Abb. 1): Föhr ($n = 7$), Nordfriesland ($n = 10$), Rantzau ($n = 23$) und Fehmarn ($n = 19$). Die DNA-Isolation erfolgte aus Lebergewebe (entnommen 2003/2004) mit dem SuperQuikGene Kit sowie mit dem DNeasy Tissue Kit. PCR-Amplifikation und -Überprüfung sowie Längenanalyse der Mikrosatelliten erfolgten wie in ZACHOS et al. (2003) beschrieben. Die Annealing-Temperaturen entsprachen den in der Literatur für den jeweiligen Locus angegebenen Werten, wurden bei Problemfällen aber gesenkt. Folgende Mikrosatellitenloci wurden analysiert: OarFCB304 (BUCHANAN & CRAWFORD 1993), RT1, RT7 (WILSON et al. 1997), ILSTS008, ILSTS058 (KEMP et al. 1995), NVHRT16, NVHRT21 und NVHRT24 (ROED & MIDTHJELL 1998).

Mit dem Programm Genepop (RAYMOND & ROUSSET 1995) wurde ein Test auf Kopplungsungleichgewicht („linkage disequilibrium“) durchgeführt, um auszuschließen, dass gekoppelte Loci als scheinbar unabhängige Marker in die Analyse eingingen. Die Alleldiversitäten der Populationen wurden berechnet als die durchschnittliche Anzahl unterschiedlicher Allele pro Mikrosatellitenlocus. Da dieser Index von der Stichprobengröße abhängt, wurde außerdem die sogenannte „allelic richness“ mit der Software Fstat (GOUDET 1995) berechnet. Dieser Wert ist ein Maß für die Allelvielfalt, der um Unterschiede in der Stichprobengröße bereinigt ist, so dass die Werte direkt vergleichbar sind. Beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) Heterozygotiewerte sowie ein Test auf signifikante Unterschiede zwischen ihnen (und damit vom HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht) wurden mit Arlequin (SCHNEIDER et al. 2000) durchgeführt. Mit Fstat wurde außerdem ein Abweichen vom HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht über alle Loci getestet. Als ein Indikator für die Isolation der Populationen voneinander wurden die exklusiven Allele („private alleles“ in der englischen Literatur, SLATKIN 1995), also diejenigen, die in nur einer der untersuchten Popula-

tionen auftraten, gezählt. Der Gesamtfixationsindex F_{ST} , der denjenigen Anteil der Gesamtvariation angibt, der auf Unterschiede zwischen den Populationen entfällt (im Gegensatz zu Variation innerhalb der einzelnen Populationen), wurde mit Arlequin berechnet. Um ein weiteres Maß für die Differenzierung der Populationen zu erhalten, wurden mit der Genetix-Software (BELKHIR 2000) paarweise genetische Distanzen berechnet: die Chorddistanz nach CAVALLI-SFORZA und EDWARDS (1967) sowie die für kleine Stichprobengrößen korrigierte Nei-Distanz (NEI 1978).

3. ERGEBNISSE

Alle Loci waren polymorph und wiesen 8 bis 17 Allele auf. Es trat kein Kopplungsungleichgewicht auf (weder mit noch ohne Bonferroni-Korrektur für multiple Tests), so dass alle acht Mikrosatelliten in die Multi-Locus-Analyse einbezogen werden konnten. In den vier untersuchten Populationen fanden sich insgesamt 39 (Föhr), 60 (Nordfriesland und Fehmarn) bzw. 72 (Rantzau) Allele. Die Werte für beobachtete und erwartete Heterozygotie, Alleldiversität, Allelic Richness sowie exklusive Allele sind in Tabelle 1 zusammengefasst. Die Festlandpopulationen weisen – vor allem in bezug auf die Allelic Richness – eine höhere Variabilität auf als die beiden Inselpopulationen, die ein ähnliches Variabilitätsniveau zeigen. In allen vier Populationen traten für einzelne Loci wegen Heterozygotendefizits auch nach Bonferroni-Korrektur signifikante Abweichungen vom HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht auf. Auch über alle acht Loci gemeinsam zeigten alle Populationen nach Bonferroni-Korrektur signifikante Abweichungen.

Der Gesamt- F_{ST} -Wert war signifikant von Null verschieden und betrug 0,059. Das bedeutet, dass ca. 6 % der Gesamtvariation auf Unterschiede zwischen den vier Populationen entfallen und ca. 94 % in der Variabilität der Individuen innerhalb der Populationen begründet liegen. Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die paarweise errechnete

Tabelle 1. Beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) Heterozygotie, Alleldiversität (AD), Allelic Richness (AR), Anzahl exklusiver Allele („private alleles“, P) sowie relativer Anteil der exklusiven Allele für die untersuchten Populationen (FOE = Föhr, NF = Nordfriesland, RAN = Rantzau, FM = Fehmarn). H_O , H_E , AD und AR sind über alle 8 Loci gemittelt.

Pop.	H_O	H_E	AD	AR	P	% P
FOE	0.58	0.80	4.9	4.5	4	10.3
NF	0.64	0.86	7.5	5.5	10	16.7
RAN	0.62	0.82	9.0	5.2	18	25.0
FM	0.55	0.78	7.5	4.6	14	23.3

Tabelle 2. CAVALLI-SFORZA und EDWARDS' Chorddistanzen (oberhalb der Diagonalen) sowie Distanzen nach NEI für kleine Stichprobengrößen (unterhalb der Diagonalen) auf der Basis der Allelfrequenzen von acht polymorphen Mikrosatellitenloci.

	FOE	NF	RAN	FM
FOE	---	0.419	0.386	0.382
NF	0.119	---	0.295	0.156
RAN	0.108	0.098	---	0.254
FM	0.117	0.082	0.081	---

ten genetischen Distanzen zwischen den Populationen. Die Stabilität dieser Werte wird von dem Programm Genetix mit einem Permutationstest geprüft. Dieser ergab sowohl für die Nei- als auch für die Chorddistanz, dass mit Ausnahme der Distanz zwischen Nordfriesland und Fehmarn alle Werte signifikant waren ($p < 0.05$). Beide Distanzmaße zeigen das gleiche Bild: eine geringere Differenzierung zwischen Nordfriesland, Rantzau und Fehmarn als zwischen diesen drei Populationen und Föhr, wobei Nordfriesland jeweils die höchste Distanz zu Föhr aufweist.

4. DISKUSSION

Da die meisten der bisher publizierten populationsgenetischen Arbeiten zum Reh auf Alloenzymen oder Sequenzdaten basieren (z. B. HARTL et al. 1991b, 1993, HEWISON 1995, VERNESI et al. 2002), sind direkte Vergleiche mit der vorliegenden Arbeit nur eingeschränkt möglich sind. Beim Vergleich mit den Ergebnissen von LORENZINI et al. (2002) sowie WANG & SCHREIBER (2001), die Mikrosatellitenanalysen an Rehen aus Italien bzw. Mitteleuropa durchgeführt haben, fällt auf, dass die erwartete Heterozygotie und die Alleldiversität der Rehe aus Schleswig-Holstein höher ausfielen – sowohl für die Festland- als auch für die Inselpopulationen (die Stichprobenunterschiede sind zu gering, als dass sie verantwortlich zu machen wären). Die beiden schleswig-holsteinischen Populationen, die WANG und SCHREIBER im Rahmen ihrer Studie untersucht haben, wiesen erwartete Heterozygotiewerte von 0,50 und 0,54 sowie Alleldiversitäten von jeweils 4,0 auf. Erstaunlich ist, dass für den Locus ILSTS058, den sowohl WANG und SCHREIBER als auch wir analysiert haben, in beiden Studien 16 Allele gefunden wurden, und das obwohl in der vorliegenden Arbeit sowohl der geographische Rahmen als auch die Gesamtzahl untersuchter Tiere (59 gegenüber 492) wesentlich geringer waren. Offensichtlich sind die schleswig-holsteinischen Rehe an diesem Locus besonders variabel.

Die auf ein Heterozygotendefizit zurückzuführenden signifikanten Abweichungen vom HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht können mehrere Gründe haben. Neben der Möglichkeit des Auftretens von Nullallelen spielen bei den Inselpopulationen natürlich die geringe Populationsgröße, der Gründereffekt und Inzucht eine Rolle. Schließlich kommt möglicherweise noch die Biologie des Rehs zum Tragen: Die ausgeprägte Territorialität kann dazu führen, dass sich innerhalb eines als panmiktische Population betrachteten Bestandes Untergruppen bilden, was zu einem relativen Anstieg der Inzucht und folglich zu einem Heterozygotendefizit führt (WAHLUND-Effekt).

Die Differenzierung zwischen den Populationen ergibt für beide berechneten genetischen Distanzen ähnliche Ergebnisse. Für die korrigierte NEI-Distanz liegen Vergleichswerte aus der Untersuchung von WANG & SCHREIBER (2001) vor: Die Werte der vorliegenden Studie liegen zwar im Bereich der Werte aus der zitierten Arbeit, sind insgesamt aber – vermutlich wegen des kleineren geographischen Rahmens – durchschnittlich deutlich niedriger. Die Tatsache, dass Föhr die größten Distanzen gegenüber den anderen Populationen aufweist, liegt eventuell darin begründet, dass die Föhrer Population eine Hybridpopulation aus westdeutschen und dänischen Tieren ist. Der F_{ST} -Wert von nur 6 % spricht, im Gegensatz zu der hohen Anzahl an exklusiven Allelen, für eine geringe Differenzierung zwischen den Populationen: LORENZINI et al. (2002, 2003) fanden für italienische bzw. spanische Rehe Werte zwischen 14 und 15%. Ein Test auf Korrelation zwischen genetischen und geographischen Distanzen („isolation by distance“) wurde wegen des Inselstatus sowie des allochthonen Charakters der Föhrer und Fehmaraner Rehe nicht durchgeführt.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Inselpopulationen Föhr und Fehmarn verglichen mit den beiden Festlandpopulationen niedrigere Variabilitätswerte haben. Insbesondere die Fehmaraner Population aber, die auf nur acht Gründertiere zurückgeht, weist eine recht hohe Variabilität im Verhältnis zum erwarteten Grad an Inzucht und Drifteffekten auf. Angesichts dessen könnte man vermuten, dass doch das eine oder andere Reh den Fehmarn-Sund überquert hat oder auf der Insel ausgesetzt wurde, ohne dass schriftliche Vermerke existieren, doch bleibt dies bloße Spekulation. Andere Inselpopulationen zeigen eine deutlich geringere Mikrosatellitenvariabilität, so z. B. die sardischen Rothirsche (ZACHOS et al. 2003 sowie unveröffentlichte Daten) oder, um ein Extrembeispiel zu nennen, die Graufüchse der San-Nicolas-Insel vor Kalifornien, die komplett monomorph sind (cf. AGUILAR et al. 2004)! Die typischen Verinselungseffekte Inzucht und Verlust genetischer Variabilität durch Drift sind auf Föhr sicherlich durch das wiederholte Aussetzen dänischer Rehe aufgefangen worden, doch ist auch hier in der Zukunft mit ver-

mehrter Inzucht zu rechnen. Bemerkenswert ist die Zunahme der (jagdlichen) Qualität des Föhrr Rehwildes bereits relativ kurze Zeit nach der Aussetzung (s. o.), woran zu sehen ist, dass die Realisierung des genetischen Potentials in bezug auf Merkmale wie Körpergewicht und Geweih sensibel auf äußere Einflüsse reagiert. Jagdliche Qualität und genetische Variabilität müssen also nicht zwingend miteinander korreliert sein. Das darf indes nicht darüber hinwegtäuschen, dass Inzucht und genetische Verarmung in kleinen, isolierten Beständen unweigerlich zunehmen. Dazu kommt, dass an Geweihmerkmalen ausgerichtete selektive Bejagung mit diesen Merkmalen gekoppelte Loci ebenfalls einem gerichteten Selektionsdruck aussetzt (cf. HARTL et al. 1991a, 1995a, b sowie SCRIBNER & SMITH 1990), der nicht unbedingt den Selektionsbedingungen im Naturzustand entspricht. Eine gute jagdliche Qualität des Wildes sollte auf keinen Fall mit fehlender Inzuchtgefährdung gleichgesetzt werden, deren Folgen oft erst relativ spät im Zusammenspiel mit genetischer Verarmung phänotypisch sichtbar werden, und auch dann nicht notwendigerweise an den Merkmalen, die der jagdlichen Beurteilung zugrunde liegen.

Danksagung. Die Autoren danken folgenden Personen für die Unterstützung bei der Probenbeschaffung sowie für Informationen über den Rehwildbestand in Schleswig-Holstein: Herrn Ewaldsen (Nordfriesland), Herrn Gröning (Landesjagdverband), Herrn Hewicker (Forstamt Rantzau), Herrn Pedersen (Föhr), den Herren Kühl, Reese, Serck und Wilder (Fehmarn) sowie den vielen kooperierenden Jägern. Einer der Autoren (F. E. Z.) dankt der Studienstiftung des deutschen Volkes für die finanzielle Unterstützung während der Durchführung dieses Projektes.

LITERATUR

- AGUILAR, A., ROEMER, G., DEBENHAM, S., BINNS, M., GARCELON & WAYNE, R. K. 2004. High MHC diversity maintained by balancing selection in an otherwise genetically monomorphic mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **101**: 3490–3494.
- Anonym 1990: Hundert Jahre Hegering Föhr. Ein Blick zurück. Pp. 23–45 in: Hundert Jahre Hegering Föhr 1890–1990. Föhr.
- BELKHIR, K. 2000. Genetix v. 4.01. Laboratoire Génome et Populations, CNRS UPR 9060, Université de Montpellier.
- BUCHANAN, F. C. & CRAWFORD, A. M. 1993. Ovine microsatellites at the OarFCB11, OarFCB128, OarFCB193, OarFCB266 and OarFCB304 loci. *Animal Genetics* **24**: 145.
- CAVALLI-SEORZA, L. L. & EDWARDS, A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* **19**: 233–257.
- GOUDET, J. 1995. Fstat (Version 1.2): A Computer Program to calculate F-Statistics. *Journal of Heredity* **86**: 485–486.
- HARTL, G. B., LANG, G., KLEIN, F. & KÖLLER, J. 1991a. Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distribution. *Heredity* **66**: 343–350.
- HARTL, G. B., REIMOSER, F., WILLING, R. & KÖLLER, J. 1991b. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of Central Europe. *Genetics Selection Evolution* **23**: 281–299.
- HARTL, G. B., MARKOV, G., RUBIN, A., FINDO, S., LANG, G. & WILLING, R. 1993. Allozyme diversity within and among populations of three ungulate species (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) of Southeastern and Central Europe. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **58**: 352–361.
- HARTL, G. B., APOLLONIO, M. & MATTIOLI, L. 1995a. Genetic determination of cervid antlers in relation to their significance in social interactions. *Acta Theriologica, Suppl.* **3**: 199–205.
- HARTL, G. B., KLEIN, F., WILLING, R., APOLLONIO, M. & LANG, G. 1995b. Allozymes and the genetics of antler development in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology London* **237**: 83–100.
- HEWISON, A. J. M. 1995. Isozyme variation in roe deer in relation to their population history in Britain. *Journal of Zoology (London)* **235**: 279–288.
- Jagd und Artenschutz, Jahresbericht 2003, hrsg. vom Ministerium für Umwelt, Naturschutz und Landwirtschaft des Landes Schleswig-Holstein, Kiel 2004.
- JESSEN, H. 1988. Wild und Jagd in Schleswig-Holstein. Verlag Heinrich Müller Söhne, Rendsburg.
- KEMP, S. J., HISHIDA, O., WAMBUGU, J., RINK, A., LONGERI, M. L., MA, R. Z., DA, Y., LEWIN, H. A., BARENDSE, W. & TEALE, A. J. 1995. A panel of polymorphic bovine, ovine and caprine microsatellite markers. *Animal Genetics* **26**: 299–306.
- LORENZINI, R., LOVARI, S. & MASSETI, M. 2002. The rediscovery of the Italian roe deer: genetic differentiation and management implications. *Italian Journal of Zoology* **69**: 367–379.
- LORENZINI, R., SAN JOSÉ, C., BRAZA, F. & ARAGÓN, S. 2003. Genetic differentiation and phylogeography of roe deer in Spain, as suggested by mitochondrial DNA and microsatellite analysis. *Italian Journal of Zoology* **70**: 89–99.
- MITCHELL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRSTUFEK, B., REJNDERS, P. J. H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J. B. M., VOHRALÍK, V. & ZIMA, J. 1999. The Atlas of European Mammals. T & AD Poyser, London.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**: 593–590.
- NIETHAMMER, G. 1963. Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995. Genepop (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**: 248–249.
- RIECK, W. 1956. Neubegründung eines Rehwildbestandes. Der Versuch auf Föhr. *Wild und Hund* **58**: 359–361.
- ROED, K. H. & MIDTHJELL, L. 1998. Microsatellites in reindeer, *Rangifer tarandus*, and their use in other cervids. *Molecular Ecology* **7**: 1773–1776.
- SCHNEIDER, S., ROESSLI, D. & EXCOFFIER, L. 2000. Arlequin ver 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- SCRIBNER, K. T. & SMITH, M. H. 1990. Genetic Variability and Antler Development. Pp. 460–473 in: BUBENIK, G. A. & BUBENIK, A. B. (eds.) Horns, Pronghorns, and Antlers. Springer-Verlag, New York.

- SLATKIN, M. 1985. Gene flow in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics **16**: 393–430.
- VERNESI, C., PECCHIOLI, E., CARAMELLI, D., TIEDEMANN, R., RANDI, E. & BERTORELLE, G. 2002. The genetic structure of natural and reintroduced roe deer (*Capreolus capreolus*) populations in the Alps and central Italy, with reference to the mitochondrial DNA phylogeography of Europe. Molecular Ecology **11**: 1285–1297.
- WANG, M. & SCHREIBER, A. 2001. The impact of habitat fragmentation and social structure on the population genetics of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in Central Europe. Heredity **86**: 703–715.
- WILSON, G. A., STROBECK, C., WU, L. & COFFIN, J. W. 1997. Characterization of microsatellite loci in caribou *Rangifer tarandus*, and their use in other artiodactyls. Molecular Ecology **6**: 697–699.
- ZACHOS, F., HARTL, G. B., APOLLONIO, M. & REUTERSHAN, T. 2003. On the phylogeographic origin of the Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*): evidence from microsatellites and mitochondrial DNA. Mammalian Biology **68**: 284–298.

Anschrift des Autors: Dr. Frank E. ZACHOS, Christian-Albrechts-Universität Kiel, Zoologisches Institut, Olshausenstraße 40, D-24118 Kiel. Tel.: +49/(0)431–8804529. Fax: +49/(0)431–8801389, E-Mail fzachos@zoologie.uni-kiel.de

Received: 05.07.2004

Revised: 23.11.2004

Accepted: 24.11.2004

Corresponding editor: G. Peters